



HAL
open science

Estimer l'importance des habitats halieutiques essentiels pour le renouvellement des populations marines exploitées

Juliette Champagnat, Etienne Rivot, Olivier Le Pape

► **To cite this version:**

Juliette Champagnat, Etienne Rivot, Olivier Le Pape. Estimer l'importance des habitats halieutiques essentiels pour le renouvellement des populations marines exploitées. Institut Agro Rennes-Angers. 2023, 37 p. hal-04473733

HAL Id: hal-04473733

<https://ofb.hal.science/hal-04473733v1>

Submitted on 22 Feb 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Rapport final du projet HAPOMAX

ESTIMER L'IMPORTANCE DES HABITATS HALIEUTIQUES
ESSENTIELS POUR LE RENOUVELLEMENT DES
POPULATIONS MARINES EXPLOITEES

Novembre 2023

Champagnat Juliette, Rivot Etienne, Le Pape Olivier

UMR DECOD, Institut Agro Rennes Angers

Avec le soutien financier de l'OFB



Contexte et objectifs

Les habitats de nurseries et de frayères constituent des zones fonctionnelles halieutiques d'importance (ZFHI) pour de nombreuses espèces marines exploitées. En effet ils supportent des phases critiques du cycle de vie au cours desquelles les individus s'agrègent sur des espaces restreints ; ils constituent donc des goulots d'étranglement dans la dynamique de ces populations. Pour de nombreuses espèces, ces zones de nurseries sont situées dans les zones côtières. La dépendance à des nurseries côtières est un trait commun à un large panel de ressources halieutiques puisque 1/3 des espèces exploitées et deux tiers du tonnage des pêcheries en Atlantique Nord Est sont concernées (Brown et al., 2018). Ces zones côtières sont soumises à de multiples pressions anthropiques qui conduisent à une réduction de leur surface et/ou de leur qualité écologique, et par conséquent de leurs fonctionnalités. Ces pressions anthropiques, de par leurs effets propres (appelés effets marginaux) ou cumulés avec d'autres sources de pressions (dont la pêche), sont donc susceptibles d'affecter la dynamique des populations marines exploitées et leur productivité.

Au sein de l'UMR DECOD (et des unités antérieures des équipes constitutives de DECOD de l'Ifremer et de l'Institut Agro), des projets de recherches sur les zones fonctionnelles d'importance des ressources halieutiques sont conduits depuis plusieurs décennies :

- Les travaux ont tout d'abord porté sur la caractérisation des habitats côtiers de nurserie : l'influence de la bathymétrie et de la couverture sédimentaire (Le Pape et al., 2003), des panaches fluviaux et de l'enrichissement qui en résulte (Dorel et al., 1991; Kosteki et al., 2010; Le Pape et al., 2013), de l'exposition aux vagues (Trimoreau et al., 2013) et du lien à la disponibilité alimentaire (Day et al., 2021; Le Pape et al., 2007; Nicolas et al., 2007; Saulnier et al., 2020; Tableau et al., 2016).

- Cette caractérisation a été utilisée pour développer des modèles statistiques permettant de quantifier l'importance de ces habitats et de les cartographier (Le Pape et al., 2003; Riou et al., 2001; Rochette et al., 2010; Trimoreau et al., 2013). Pour caractériser les zones fonctionnelles d'importance, des critères issus de la littérature ont été déterminés : il s'agit de zones contribuant plus que la moyenne au renouvellement d'une population, que ce soit par leur surface ou leur qualité (Beck et al., 2001; Dahlgren et al., 2006; Delage & Le Pape, 2016).

- Des travaux de même nature ont été menés par les équipes de l'UMR DECOD sur d'autres ZFHI, notamment sur les frayères de petits pélagiques, ainsi bien évidemment que par d'autres structures de recherche, nationales et internationales. Un inventaire des cartes quantitatives des

nourriceries et des frayères disponibles sur les trois façades maritimes de France métropolitaine a été réalisé (Regimbart et al., 2018). Outre ce rapport d'inventaire, l'ensemble de ces cartes est disponible publiquement en ligne (site sextant.ifremer.fr, mots clés : « zones fonctionnelles »). Le travail de modélisation et de cartographie se poursuit désormais par de nouvelles approches pour compléter la connaissance lorsque les données de campagnes scientifiques font défaut : *e.g.*, à l'UMR DECOD : utilisation des déclarations de captures et des données VMS pour cartographier les frayères (Alglave et al., 2023) ; apport de la connaissance experte des pêcheurs professionnels pour la cartographie des ZFHI (projet FFP ExPêche en cours), utilisation de méthodes alternatives pour les identifier (traceurs naturels et marquages, sur le bar notamment). Lorsque de nouvelles cartes sont publiées, l'Institut Agro et l'Ifremer travaillent conjointement à les rendre disponibles, en complétant le site Sextant, avec l'accord des auteurs.

- Un autre volet de recherche a permis d'évaluer les conséquences des perturbations anthropiques subies localement par les juvéniles de poissons marins au sein des nourriceries sur leur croissance et leur survie. Les impacts des pertes physiques d'habitats (Rochette et al., 2010), de la pollution chimique (Courrat et al., 2009; Gilliers et al., 2006, 2012), des proliférations d'algues vertes (Le Luherne et al., 2016, 2017; Paumier et al., 2018) ou de mollusques invasifs (Kostecki et al., 2011; Le Pape et al., 2004) ont été mis en évidence au sein des nourriceries côtières. Le constat général est sans appel puisque pour 78% des espèces exploitées en Atlantique Nord Est présentant une dépendance à des ZFHI côtières, l'impact d'au moins une pression (pollution, eutrophisation, perte d'habitat, invasions biologiques) a été mis en évidence (Brown et al., 2018).

Toutefois, malgré la mise en évidence de ces impacts à l'échelle locale, il manque un élément essentiel à ce constat : comment ces impacts locaux sur des habitats restreints se répercutent-ils sur les populations marines exploitées, distribuées à des échelles bien plus vastes, et quel est l'impact de ces dégradations d'habitats sur le potentiel d'exploitation durable des stocks halieutiques ? A ce jour les connaissances et méthodes restent en effet très insuffisantes pour quantifier les conséquences des impacts locaux de diverses pressions anthropiques au sein des ZFHI pour le renouvellement de ces populations exploitées.

L'objectif du projet Hapomax est de contribuer à combler ces manques en développant des modèles permettant de représenter la dynamique des populations exploitées en intégrant les phases de vie sur les ZFHI (Figure 1). *In fine*, ces modèles doivent permettre d'estimer conjointement les impacts de pressions multiples subies localement au niveau de ces habitats côtiers et de l'exploitation par la pêche qui s'opère à une échelle beaucoup plus large,

notamment sur les phases adultes hors frayères. Cette démarche a déjà été mise en œuvre pour quelques cas d'étude particuliers (e.g. dégradation des nourriceries et renouvellement du stock de sole de Manche Est, Archambault et al., 2018). Toutefois, ces travaux se sont appuyés sur le développement de modèles complexes, spécifiques à chaque cas d'étude, nécessitant un effort de paramétrisation¹ et des données qui ne sont généralement pas disponibles pour l'essentiel des stocks.

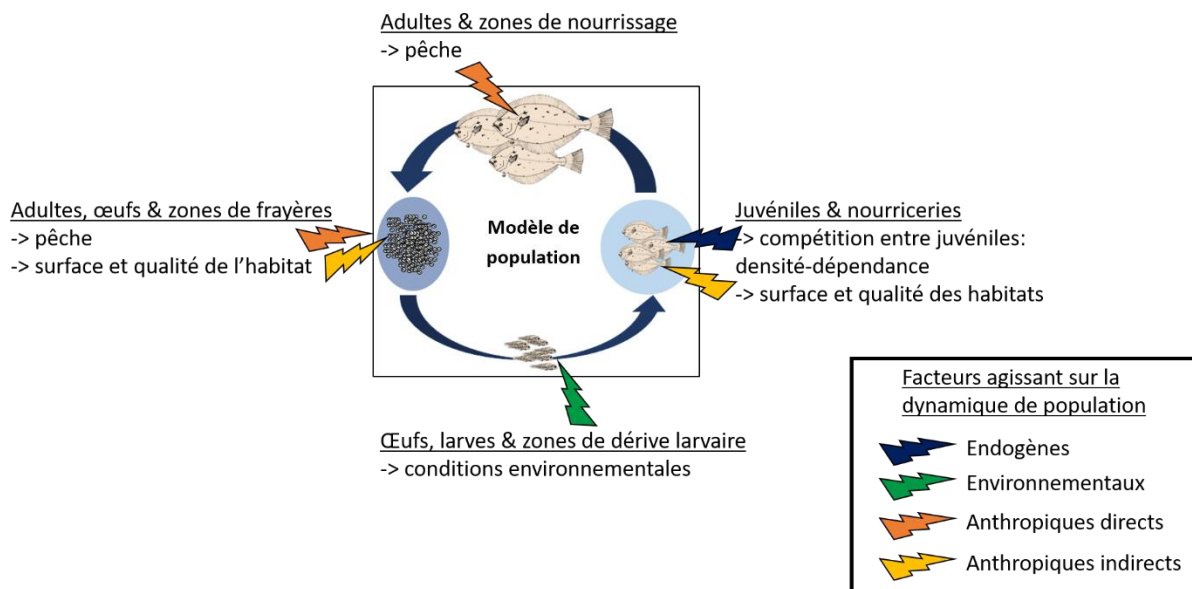


Figure 1 : Représentation schématique du cycle de vie d'une espèce marine exploitée présentant les couples stade-zone fonctionnelle halieutique. Les principaux facteurs agissant sur la dynamique de population sont aussi représentés (une couleur par type de facteur).

Le projet vise donc à développer de nouveaux modèles, intégrant un niveau contrôlé de complexité des processus représentés et de paramétrisation, permettant de décrire la dynamique des populations exploitées en prenant en compte les goulots d'étranglement que peuvent constituer les phases de concentration sur les nourriceries et sur les frayères. L'objectif de ces modèles est d'évaluer les impacts combinés des pressions multiples subies par ces habitats (réduction de surface disponible, mortalité additionnelle liée à la dégradation de leur qualité) sur le renouvellement des populations.

La thèse de Juliette Champagnat, qui constitue le cœur de ce projet, a été soutenue le 4 juillet 2023. Le manuscrit de cette thèse (Champagnat, 2023) décrit précisément le travail réalisé, pour large partie sous la forme d'articles scientifiques (en anglais). Ce rapport reprend, en français, les principaux acquis de ce travail sous un format condensé, à destination des gestionnaires des milieux littoraux pour orienter la prise de décision

¹ Paramétrisation : recherche de valeurs de paramètres pour un modèle.

1. Une première approche avec un modèle complexe, spécifique à un cas d'étude, pour estimer les conséquences de la dégradation des nourriceries côtières

Champagnat *et al.*, 2021

Cette phase préliminaire a permis de poursuivre le travail des projets ANR SoleBeMol-Pop, UE FP 7 Vectors, FFP Smart et SeineAval 4 CHOPIN. Ce continuum de projets, initié en 2007, visait à quantifier l'impact de la dégradation des habitats de nourriceries au sein de l'estuaire de Seine à l'échelle de la population de sole de Manche Est. Ce travail a donné lieu à la rédaction d'un article qui a été publié dans *Marine Ecology Progress Series* (Champagnat *et al.*, 2021) et constitue le premier chapitre du mémoire de thèse. Ce travail a également été présenté lors du webinaire du GIP Seine Aval en avril 2020.

Le stock de sole commune de Manche Est est composé de trois sous-populations (Randon *et al.*, 2021) et dépend des habitats côtiers et estuariens, notamment de l'estuaire de Seine, pour sa croissance juvénile (Riou *et al.*, 2001; Rochette *et al.*, 2010). L'estuaire de Seine a subi d'importantes modifications morphologiques causées par des constructions portuaires et des travaux de chenalisation. Depuis 1850, 33 % de la surface d'habitats favorables aux juvéniles de sole y ont été perdus (Avoine *et al.* 1981, Ducrotoy & Dauvin 2008, Rochette *et al.* 2010). Par ailleurs, plusieurs décennies de forts apports de contaminants chimiques, localement mais surtout par le bassin versant de la Seine (Barjhoux *et al.*, 2018; Lellis-Dibble *et al.*, 2008), ont provoqué d'importantes altérations de la qualité des habitats des juvéniles de sole (Amara *et al.*, 2007; Courrat *et al.*, 2009; Gilliers *et al.*, 2006).

Dans cette étude, nous avons développé une approche qui permet d'évaluer l'effet conjoint de la réduction locale de quantité et de qualité d'une nourricerie estuarienne sur la productivité et le potentiel d'exploitation du stock de sole de Manche Est. Pour cela, nous utilisons un modèle de cycle de vie structuré spatialement, qui permet de simuler la dynamique de la métapopulation et de quantifier l'impact des pressions anthropiques locales subies par les juvéniles, concentrés au sein de nourriceries d'emprises spatiales restreintes, sur le renouvellement global du stock. En amont de ce projet de thèse, le modèle, basé sur le travail d'Archambault *et al.* (2016), a été complété par des estimations concernant la structure spatiale de la métapopulation (Lecomte *et al.*, 2020; Randon *et al.*, 2021) et ajusté aux données les plus récentes dans un cadre hiérarchique bayésien pour estimer les paramètres (Savina-Rolland *et al.*, 2021). Ce modèle est utilisé pour simuler des scénarios de restauration écologique de la nourricerie de l'estuaire de Seine, co-

construits dans une approche multidisciplinaire (hydrosédimentologie, chimie, écotoxicologie et écologie), portant sur l'impact de pressions anthropiques (Figure 2) :

- (1) L'artificialisation et le dragage de l'estuaire, leurs impacts sur les processus de transport sédimentaire et les surfaces de nourriceries résultantes ;
- (2) L'exposition de l'estuaire de Seine à de forts niveaux de pollution chimique et les conséquences sur la survie et fécondité future des juvéniles de soles.

Les effets de l'augmentation des surfaces et de la qualité de la nourricerie de Seine ont été évalués séparément puis conjointement. La représentation de la structure de la métapopulation de soles au sein du modèle a permis d'évaluer les conséquences de chaque scénario à l'échelle des sous-populations et à l'échelle de la Manche Est.

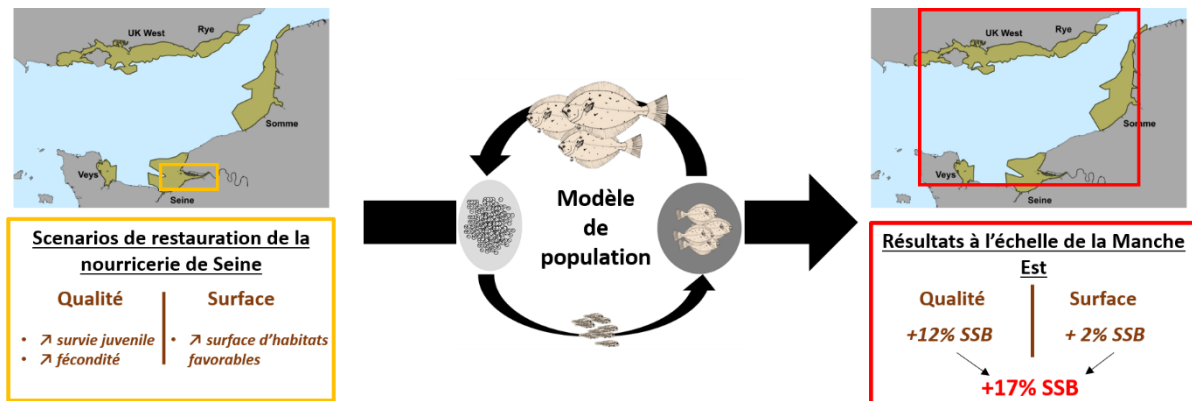


Figure 2 : Schéma résumant la méthode utilisée ; conception de scénarios portant sur la restauration de l'estuaire de Seine (carré jaune), simulations à l'aide d'un modèle décrivant la dynamique de population, résultats des différents scénarios à l'échelle du stock de Manche est (carré rouge), séparément et cumulés (chiffre en rouge).

La restauration de la qualité chimique et de la surface de l'estuaire de Seine génère des augmentations significatives de la biomasse féconde et des captures en Manche Est (Figure 2). Les effets sont les plus forts dans la zone adjacente à l'estuaire de Seine, mais se diffusent à l'ensemble de la Manche Est au travers de la dynamique de la métapopulation.

La restauration de la surface d'habitat à son état de 1960 induit une augmentation modérée (10 %) de la biomasse féconde pour la sous-population de baie de Seine.

La modélisation de la restauration de la qualité chimique de l'estuaire se découpe en deux impacts distincts : fécondité future des adultes matures issus de l'estuaire de Seine et survie des

juvéniles au sein de la nourricerie. La restauration marginale² de la fécondité a un effet très limité (+3 % de biomasse féconde pour la sous-population), tandis que la restauration de la survie juvénile permet une forte augmentation de la biomasse féconde, mais dont le niveau reste très incertain : + 34 [14-59] %. En effet, en dépit des nombreuses études démontrant les effets toxiques des polluants sur les juvéniles de sole en Manche Est (Amara et al., 2007; Gilliers et al., 2006), leurs conséquences sur les paramètres vitaux, et notamment la mortalité des juvéniles, demeurent très mal connues. Par conséquent, leurs effets à l'échelle de la population sont difficiles à estimer (Brown et al., 2018; Vasconcelos et al., 2014).

Finalement, la restauration conjointe de la qualité et de la surface de l'estuaire de Seine mènerait à une augmentation de 18% de la biomasse féconde au niveau du stock exploité, à l'échelle de la Manche Est et de 13% des captures annuelles au niveau actuel d'exploitation.

Cette étude s'inscrit dans la lignée d'un ensemble de travaux menés afin de quantifier l'impact de la dégradation de la nourricerie de Seine sur la dynamique de population de sole de Manche Est (Rochette et al. 2010, Rochette et al. 2013, Archambault et al. 2018). Elle en est la version la plus aboutie et s'appuie sur une représentation précise de la dynamique de la métapopulation (notamment en lien avec un effort important dédié à la paramétrisation du modèle par une approche statistique poussée) et des scénarios de restauration rassemblant l'expertise et les connaissances les plus récentes de plusieurs champs disciplinaires. La grande quantité de données et d'expertise requise pour calibrer le modèle et concevoir les scénarios est spécifiquement associée au cas d'étude. La quantité de données nécessaires et l'effort fourni pour la paramétrisation rend la transférabilité de cette approche très limitée.

Il est évidemment souhaitable de diversifier les cas d'étude et d'informer les décisions de gestion sur l'impact de la dégradation des habitats halieutiques essentiels, pour le large panel d'espèces halieutiques concernées, et sans se restreindre au cas particulier de la sole, de l'estuaire de Seine et de la Manche Est. A cette fin, il n'est pas réaliste de répliquer la démarche présentée dans cette première partie ; il est donc nécessaire de se tourner vers une approche plus parcimonieuse en données et plus générique, adaptable à différentes populations.

² On entend par « marginal » la conséquence propre à un effet simple. En opposition à un effet cumulé qui combine plusieurs effets marginaux.

2. Le développement d'un modèle générique et l'exploration des réponses à des dégradations d'habitat pour des espèces aux histoires de vie contrastées

Champagnat *et al.* (en révision)

Le projet de thèse s'est concentré sur le développement d'une approche de modélisation générique qui peut s'appliquer à plusieurs espèces aux caractéristiques de cycle de vie différentes. Dans un premier temps l'accent a été mis sur la représentation de l'impact des pressions anthropiques au niveau des habitats des juvéniles sur la dynamique d'une population. Le modèle, structuré en âge et en stade repose sur des équations classiques de dynamique des populations, raffinées pour le recrutement des juvéniles et la ponte. Il est conçu de façon à pouvoir être paramétré relativement aisément pour un large panel d'espèces à partir d'informations issues de la littérature et/ou d'évaluations de stock. Le développement de ce modèle et son utilisation théorique ont fait l'objet d'un article en révision dans *Fish and Fisheries* (Champagnat *et al.*, *in rev.*) et de deux communications orales dans des congrès scientifiques (Conférence annuelle du CIEM septembre 2021, congrès de l'Association Française d'Halieutique juin 2022).

La relation entre la biomasse féconde et la quantité de juvéniles produite par la population (Figure 3A) est une des pierres angulaires des modèles de dynamique des populations marines (dans le contexte des stocks halieutiques, elle est appelée relation stock-recrutement). En effet, elle conditionne le taux de croissance de la population et sa résilience à des perturbations (Keith & Hutchings, 2012). La relation stock-recrutement de Beverton-Holt, couramment utilisée, décrit une mortalité densité-dépendante compensatoire qui peut s'interpréter comme le résultat d'une compétition pour la ressource trophique ou pour l'espace entre des juvéniles concentrés au sein des habitats limités que sont les nourriceries (Beverton 1995 ; Beverton et Holt 1957). Un effort particulier a été fourni pour permettre une paramétrisation générique et accessible de cette relation. Cette relation est classiquement paramétrée (Quinn & Deriso, 1999) en utilisant deux paramètres clés (Figure 3A) : la survie maximale des juvéniles en l'absence de densité-dépendance (donc la survie pour une densité faible soit la pente à l'origine de la courbe) et la capacité d'accueil maximale du milieu, c'est-à-dire le nombre maximal de juvéniles pouvant être produits par les nourriceries à l'échelle de la population (soit l'asymptote de la courbe). Cependant, dans la pratique, le paramètre de survie maximale est très difficile à estimer (Conn *et al.*, 2010; Hinrichsen, 2001). Ceci est

notamment lié aux séries temporelles utilisées pour l'ajustement : les séries de recrutement sont très variables, tandis que les biomasses fécondes présentent souvent un contraste limité, avec notamment peu de données ce qui est un obstacle à l'estimation de la survie maximale. La relation stock-recrutement a été reparamétrée en utilisant la notion de steepness. Cette grandeur, parfois appelée capacité compensatoire, traduit la variation relative de recrutement engendrée par une forte réduction de la biomasse féconde (*i.e.*, la steepness est le pourcentage du recrutement maximal R_0 obtenu quand la biomasse féconde est réduite de 80% par rapport à sa valeur sans pêche, B_0 , Figure 3A). Elle est sans unité et varie entre 0.2 et 1 : des valeurs faibles correspondent à des populations avec peu de densité-dépendance dans la mortalité œuf-juvénile et donc une relation quasi linéaire entre le stock et le recrutement (*e.g.*, raies, requins, ligne orange Figure 3B) ; tandis que de fortes valeurs indiquent une forte densité-dépendance et donc un recrutement quasi constant au-dessus de 20% de la biomasse sans pêche (ex : plie, bar, ligne bleue Figure 3B). In fine, la valeur de la steepness renseigne sur la résilience d'une population à la mortalité par pêche : une forte valeur de steepness est associée avec une forte productivité de la population, même lorsque le stock est fortement réduit, et donc à une forte résilience à la surexploitation. La steepness fait l'objet de nombreuses méta-analyses, ce qui permet d'avoir accès à des estimations robustes de sa valeur pour différents taxons au travers de la littérature et des bases de données internationales (Myers, 2001; Thorson, 2020). Ainsi, la relation stock-recrutement est ici paramétrée en steepness, combinée à la capacité d'accueil des nourriceries, ce qui assure sa généralité mais aussi sa pertinence écologique.

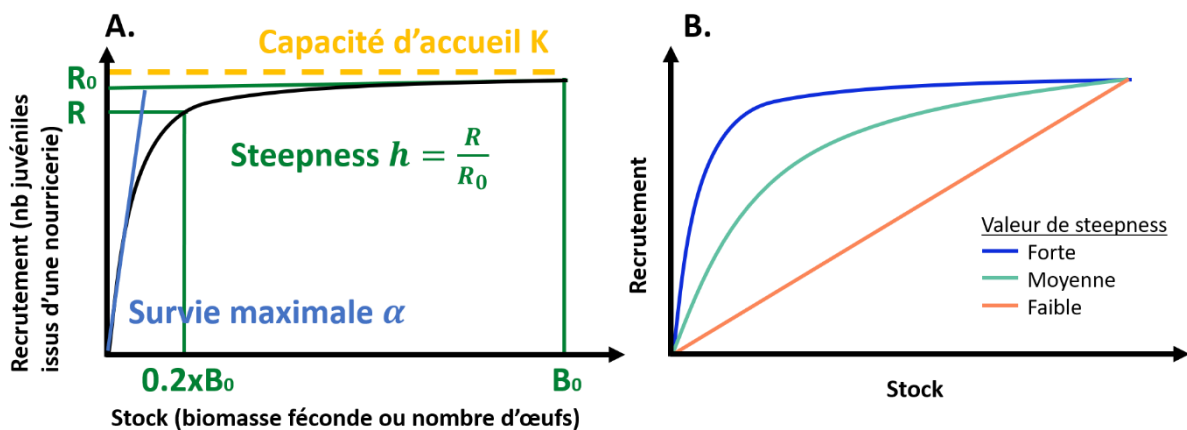


Figure 3 : A. La relation stock-recrutement et les différents paramètres pour l'exprimer : la survie maximale à faible densité (α), la steepness (h), la capacité d'accueil de la nourricerie (K). B. Forme de la courbe stock recrutement en fonction de la valeur de la steepness : forte (proche de 1), moyenne, ou faible (proche de 0.2).

Un autre point crucial du développement du modèle est la paramétrisation des impacts de la dégradation des habitats juvéniles sur la dynamique de population. La formalisation de ces impacts nous a amené à poser des hypothèses pour chaque type de pression (Figure 4). Si la surface de la nurricerie est réduite, la capacité d'accueil de la nurricerie (K), qui peut se décomposer en un facteur de capacité par surface multiplié par la surface de la nurricerie, est directement affectée. Face à des pressions altérant la qualité de la nurricerie (par exemple la contamination chimique), les juvéniles dont la mobilité est limitée et qui dépendent de ces zones vont rester sur place malgré la pression, ce qui va altérer leur survie. La dégradation de la qualité affecte directement le juvénile : elle altère la composante densité-indépendante de la survie (effets directs des polluants sur la santé du juvénile), mais aussi d'autres processus (disponibilité des proies, refuge disponibles...) liés à la survie densité-dépendante.

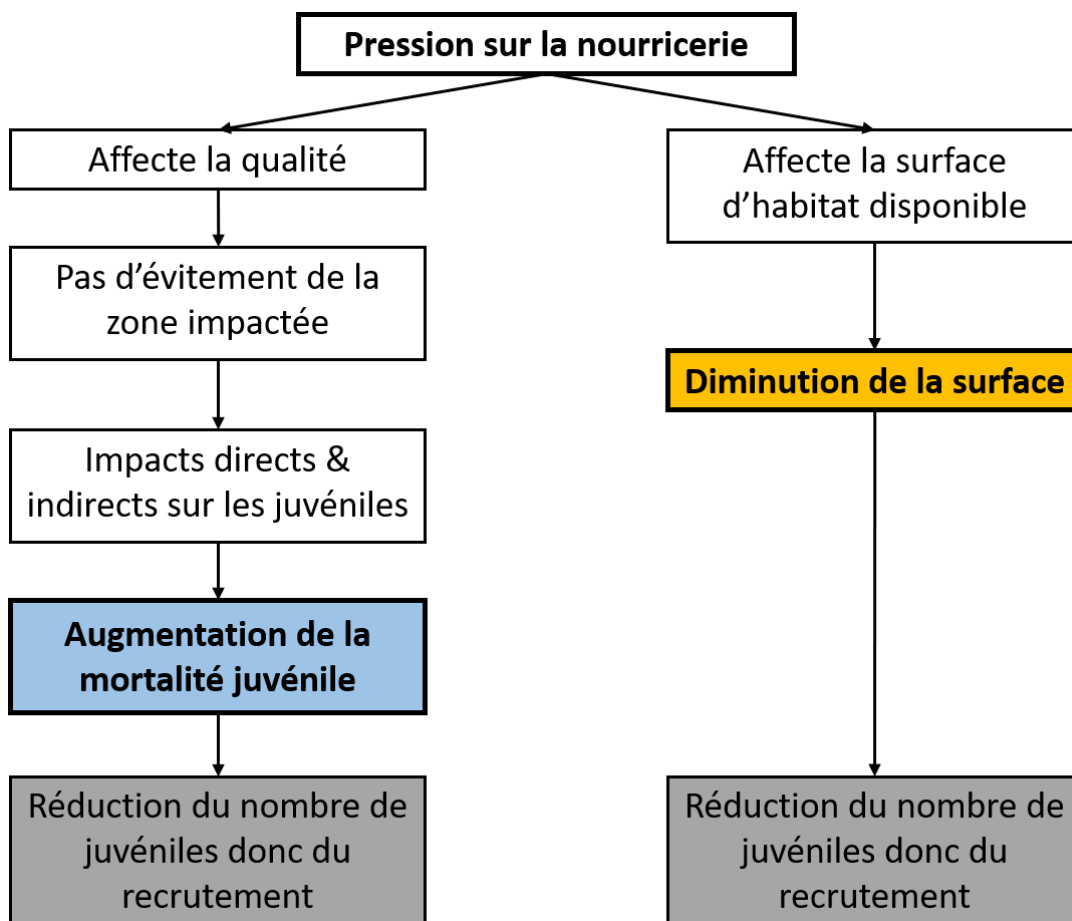


Figure 4 : Schéma des conséquences théoriques d'une pression au niveau des nurriceries. Le texte en gras indique les paramètres du modèle modifié par le scénario. Les encadrés grisés pointent les conséquences à l'échelle de la population.

La formalisation mathématique de ces hypothèses permet d'exprimer la façon dont des scénarios d'habitats, exprimés en termes de % d'altération (ou d'amélioration) de la qualité ou

de la quantité (surface) de l'habitat de nurserie, impactent les paramètres de la relation stock-recrutement (ici la steepness et la capacité d'accueil, Figure 3A). Les scénarios sont simulés jusqu'à un état d'équilibre pour construire les courbes de biomasse féconde et de captures à l'équilibre et calculer des indicateurs au rendement maximum durable³ (RMD) qui traduisent la productivité d'un stock. La réponse d'une population aux scénarios d'habitat est quantifiée en calculant les gains ou pertes de biomasse et de captures et les variations de mortalité par pêche au rendement maximal durable par rapport à une simulation de référence (sans modification de l'habitat).

Une première application du modèle vise à explorer la variabilité des réponses à des scénarios d'habitats pour des espèces marines aux histoires de vie contrastées. Le modèle est appliqué dans un cadre théorique à trois espèces présentant de forts contrastes dans leurs histoires de vie : une espèce à cycle de vie court (anchois), et deux autres longévives mais présentant des dynamiques (fécondité/survie des jeunes stades/steepness) opposées (plie et raie fleurie). Pour paramétrer le modèle pour chaque espèce, les données nécessaires sont collectées dans une base de données intégrative et à large échelle (FishBase, Froese & Pauly, 2022) ainsi qu'à partir d'un package issu d'une méta-analyse de ces données (FishLife, Thorson et al., 2017), et complétées par la littérature.

Une fois le modèle paramétré pour chaque espèce, des simulations sont réalisées pour évaluer l'impact des scénarios d'habitats sur la dynamique de chaque population. Les scénarios de surface ont un simple effet d'échelle sur les courbes de production (Figure 5), et modifient donc la biomasse féconde et les captures au RMD de la même façon pour les trois espèces. Les scénarios de qualité modifient non seulement l'échelle, mais aussi la forme de la courbe, et donc la mortalité par pêche au rendement maximal durable (Figure 5).

³ Le rendement maximum durable est la biomasse maximale que l'on peut extraire en moyenne et à long terme d'un stock halieutique dans les conditions environnementales existantes sans affecter le processus de reproduction (FAO)

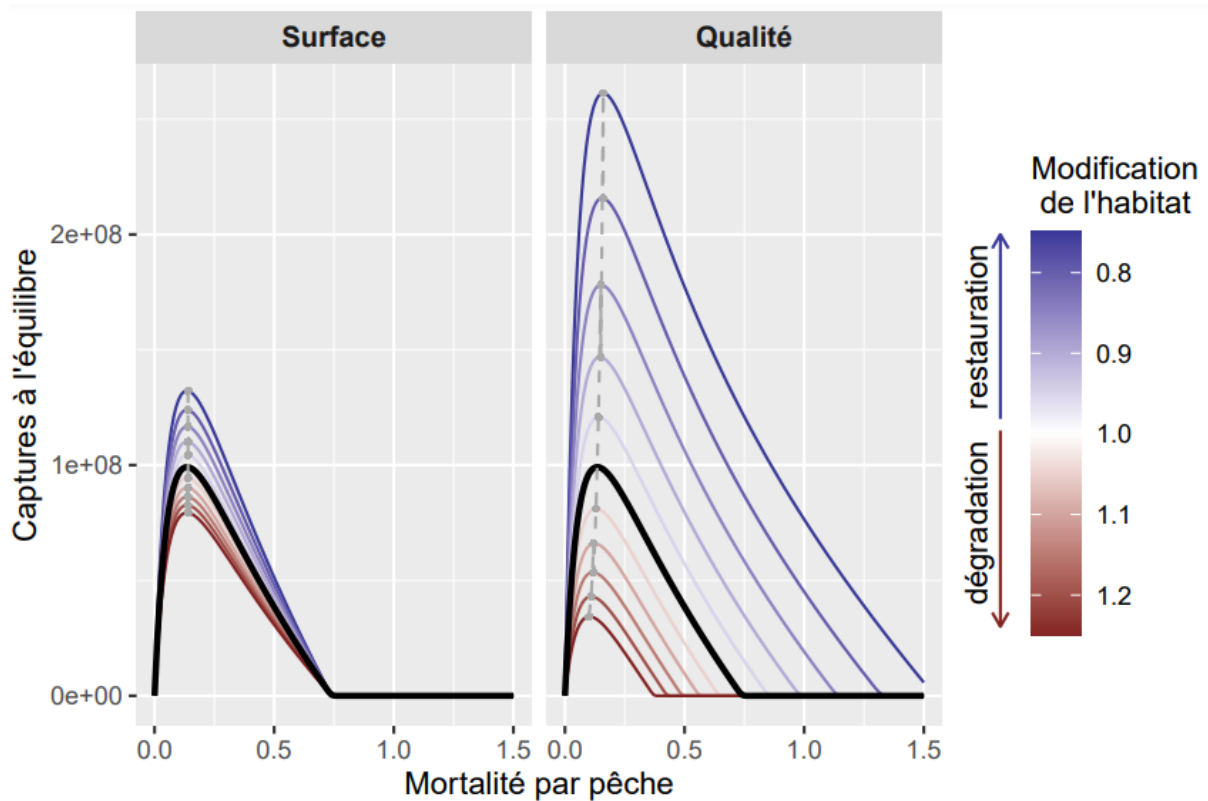


Figure 5 : Effets de la modification de la surface (gauche) ou de la qualité (droite) des nourriceries sur les courbes de production de la plie. La ligne noire indique le scénario de référence (pas de modification de l'habitat), les lignes bleues les scénarios de restauration de l'habitat et les rouges ceux liés à la dégradation. Les points et lignes grises soulignent la variation de la mortalité par pêche au rendement maximal durable en fonction des simulations.

Les scénarios portant sur la qualité induisent une modification de la valeur de la capture au RMD spécifique à chaque espèce (Figure 6). En effet ces scénarios modifient la valeur de la steepness, qui est spécifique à chaque espèce et qui détermine la productivité de la population. La capture au RMD est en partie déterminée par la productivité de la population : la raie fleurie (faible steepness) est donc plus sensible aux scénarios de qualité (pente de la courbe plus forte Figure 6) que l'anchois (steepness élevée).

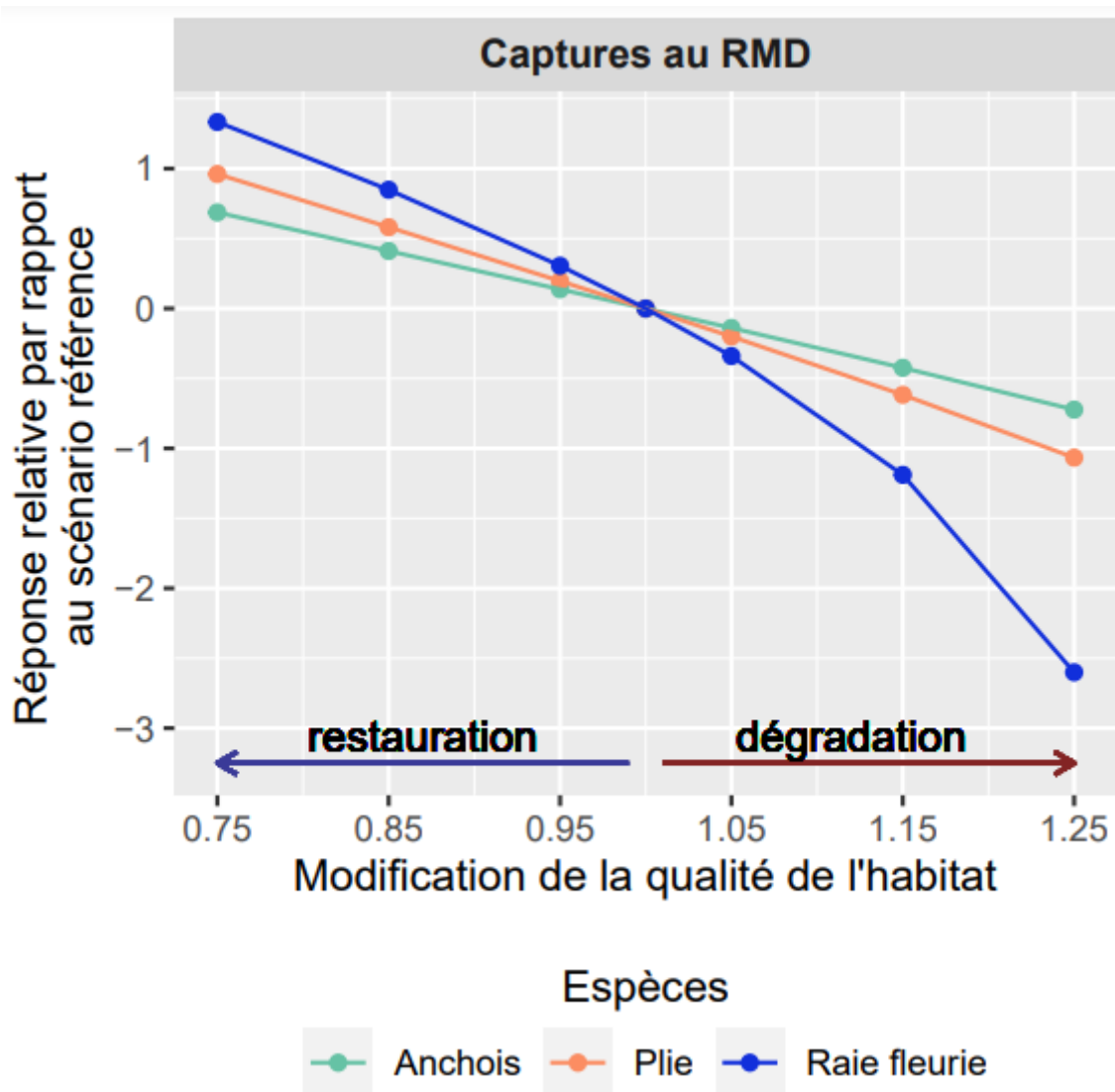


Figure 6 : Effet des scénarios portant sur la qualité des nourriceries sur la valeur de la capture au rendement maximal durable par rapport à un scénario de référence (pas de modification de l'habitat) pour trois espèces d'intérêt halieutique : l'anchois (turquoise), la raie fleurie (bleu) et la plie (orange). Vers la gauche, scénarios de restauration, vers la droite, dégradation.

3. Application du modèle à des stocks halieutiques à l'échelle d'une unité de gestion

Gernez *et al.* (sous presse)

Le modèle a été appliqué à plusieurs stocks halieutiques à l'échelle de la Manche Est, de façon à intégrer l'effet de scénarios d'habitat sur un ensemble de populations clés pour les ressources halieutiques de la zone. Cette application a fait l'objet d'un article dans *Estuarine Coastal and Shelf Science* (Gernez *et al.*, sous presse) et de deux communications orales dans des congrès

scientifiques (congrès de l'Association Française d'Haliéutique juin 2022 et conférence annuelle de ECSA).

Cette application à des cas d'étude requière une phase de calibration, afin d'ajuster la taille de la population modélisée aux données disponibles sur le stock. Le travail d'un stagiaire de M1 en mathématiques appliqué (avril-juin 2021) a permis de développer une méthode de calibration simple et parcimonieuse. Celle-ci se base sur les données d'entrées et sorties des modèles d'évaluation de stock issues des groupes de travail du CIEM. Elle a été appliquée à plusieurs stocks de sole en Atlantique Nord Est et a montré des résultats satisfaisants.

Le stage de Master 2 de Maël Gernez (mars-août 2022) a permis de quantifier l'impact potentiel de la restauration de zones de nourricerie communes pour quatre espèces à fort intérêt halieutique de Manche Est : le bar, la sole, la plie et le merlan. Une fois les modèles calibrés pour chaque espèce, ce stage a visé à élaborer des scénarios de restauration des zones de nourriceries, communes à ces quatre espèces. La paramétrisation des scénarios repose sur la méthodologie développée dans la partie précédente mais s'appuie sur les dégradations réelles subies par les zones côtières et estuariennes. Pour les scénarios portant sur les surfaces, des cartes bathymétriques historiques des 3 principaux estuaires de Manche Est (Seine, Somme-Canche, baie des Veys) sont extraites depuis EMODnet. Elles permettent de comparer la surface d'habitats meubles estuariens de bathymétrie inférieure à 5m entre 1870 et 2020 (Figure 7). Sur la base de ce facteur bathymétrique⁴, la perte moyenne de ces habitats a été estimée à 39% entre ces 2 périodes. Cette perte globale d'habitat est modulée en fonction de la concentration de chaque espèce sur les habitats <5m. Cette concentration est évaluée au moyen de cartes de densités juvéniles en fonction de la bathymétrie (cartes disponibles sur sextant.ifremer.fr).

⁴ D'autres paramètres pourraient entrer dans la comparaison des surfaces de nourriceries, comme le type de sédiment. Mais la bathymétrie était la seule donnée accessible pour une comparaison historique.

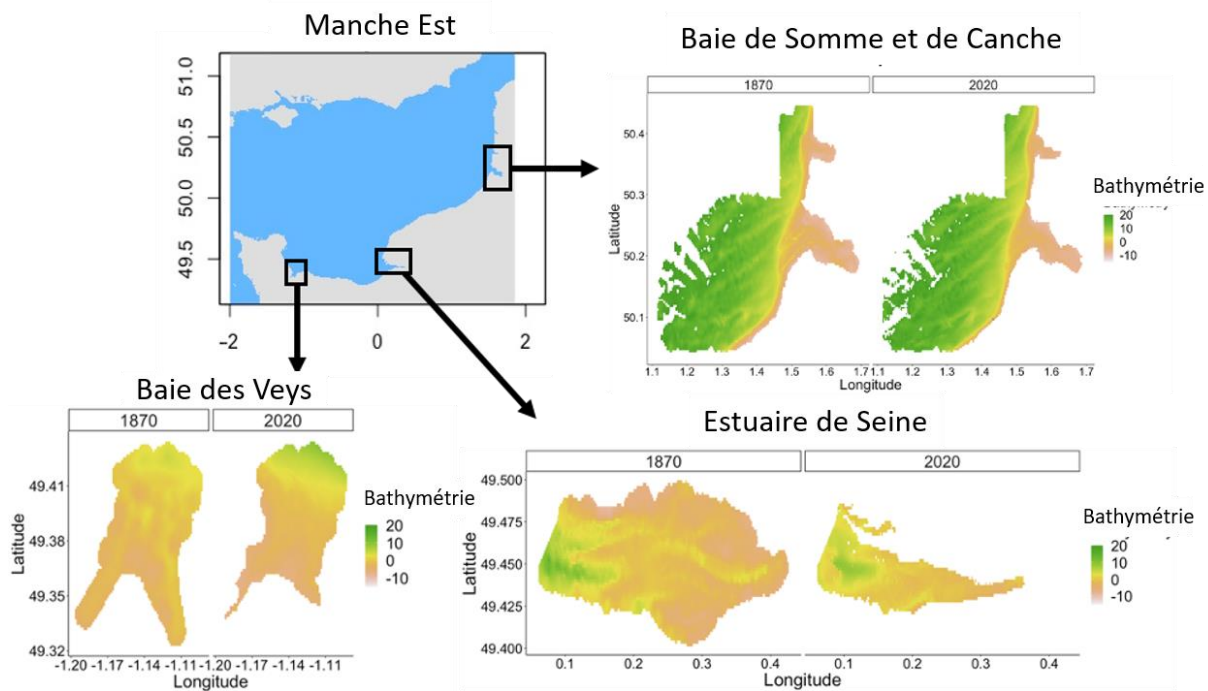


Figure 7 : Perte d’habitat estimée entre 1870 et 2020 pour l’estuaire de Seine, la baie des Veys et les baies de la Somme et de la Canche.

L’estimation de la perte de qualité se base sur une étude de Courrat et al. (2009), qui a contribué au développement de l’indicateur ichtyologique pour les masses d’eau de transition appliqué aux estuaires en France pour la Directive Cadre européenne sur l’Eau. Courrat et al. (2009) comparent les densités de juvéniles de poissons marins dans plusieurs estuaires avec des contaminations chimiques contrastées. Entre un estuaire en bon et un autre en moyen état, une perte de 20% de juvéniles est observée. Ce scénario est lui aussi modulé par espèce sur la base de la concentration sur les habitats <5m : on considère donc que la pollution est plus intense dans les zones côtières qu’au large, et que ce sont les individus situés dans cette zone qui sont impactés par ce scénario.

Les scénarios d’habitat visent à estimer l’effet d’une restauration de 39% de surface d’habitat et d’une augmentation de leur qualité afin de retrouver les 20% de densité de juvéniles perdus du fait d’une qualité chimique moyenne. Les facteurs de restauration calculés tiennent compte du niveau de concentration des juvéniles sur les zones de faible bathymétrie (<5m), très variable d’une espèce à l’autre (80% des juvéniles pour le bar, 50% pour la sole, 17% pour la plie et 4% pour le merlan). Les scénarios portant sur la restauration des 39% de surface perdue s’appliquent donc uniquement à la proportion de juvéniles de chaque espèce qui réside sur ces habitats peu profonds ; on fait aussi l’hypothèse que la baisse de qualité chimique des eaux impacte uniquement les juvéniles situés dans cette tranche bathymétrique.

Les simulations permettent d'estimer quantitativement l'impact des scénarios de restauration de la surface et de la qualité (chimique) de l'habitat nourricier sur la dynamique des quatre stocks et leur potentiel d'exploitation durable. Pour chaque espèce les scénarios de restauration induisent une augmentation des biomasses et donc des captures au rendement maximal durable (Figure 8). Le degré de concentration des juvéniles sur les habitats peu profonds détermine fortement la réponse des indicateurs pour chaque espèce : le bar et la sole, fortement concentrés sur ces habitats ont une sensibilité bien plus forte que la plie et le merlan à la restauration de surface et la qualité des habitats côtiers et estuariens. La combinaison des scénarios de surface et de qualité induit une réponse non additive : les réponses cumulées sont synergiques, *i.e.*, elles ont des effets plus forts que la somme des impacts séparés.

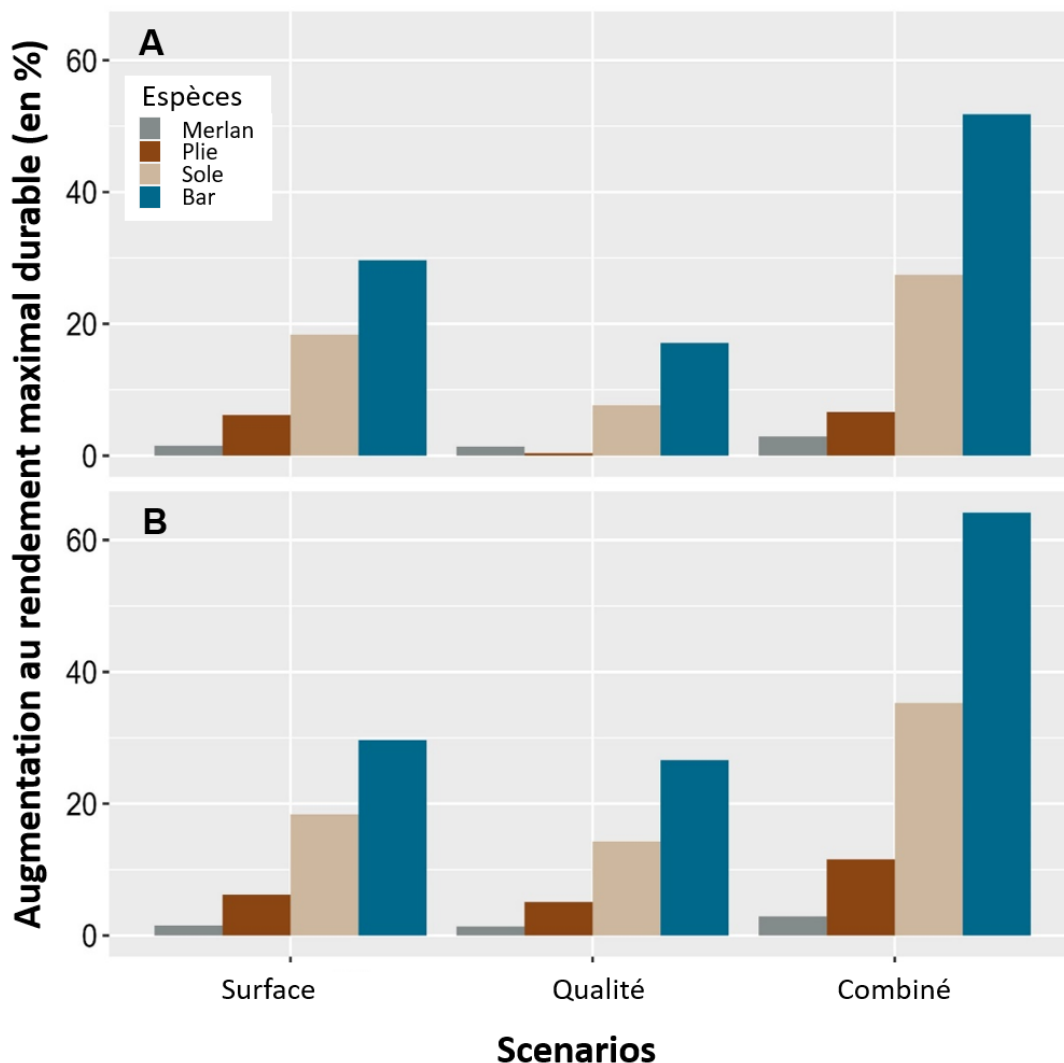


Figure 8 : Effets des scénarios d'habitat (pourcentage d'augmentation) par rapport à un scénario de référence (pas de modification de l'habitat) sur (A) la biomasse féconde, et (B) la capture au rendement maximal durable.

Au vu de la sensibilité de la réponse aux scénarios à la concentration des juvéniles dans les habitats peu profonds, on a testé l'impact de cette hypothèse pour le scénario de qualité. On compare donc les résultats des simulations avec (*i.e.*, seuls les juvéniles concentrés dans les fonds <5m sont impactés ; Figure 9A) et sans (tous les juvéniles sont impactés ; Figure 9B) cette hypothèse. Lorsque tous les juvéniles sont impactés (Figure 9B), les gains sont plus importants et beaucoup plus homogènes entre espèces. C'est alors la valeur de la steepness qui détermine majoritairement la réponse de l'espèce (comme vu lors de l'approche théorique précédente, une faible steepness induit une plus forte réponse).

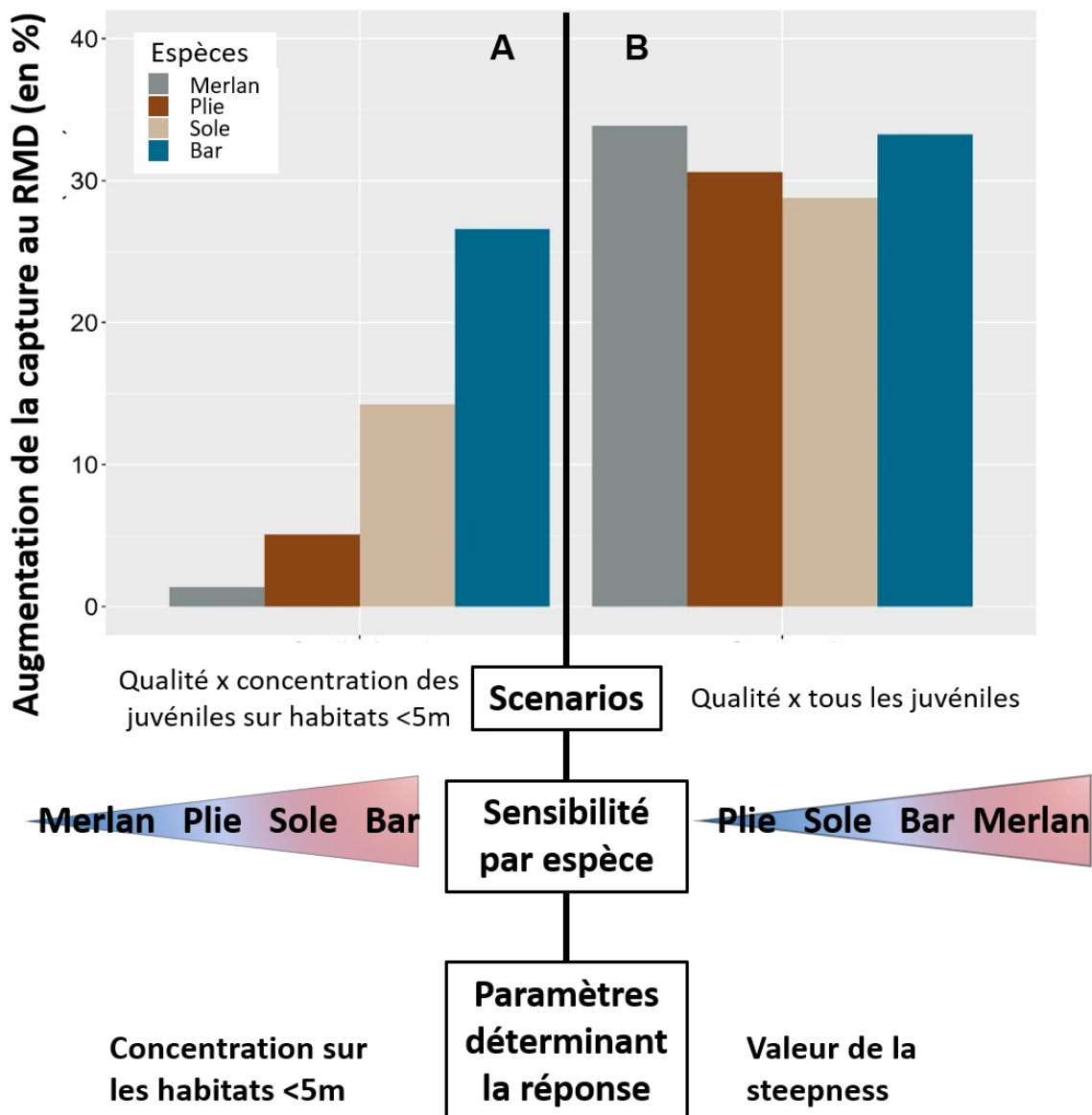


Figure 9 : Différence de gain de captures au RMD par espèces en fonction de l'hypothèse faite dans le scénario de qualité. Soit le scénario est appliqué (A) uniquement aux juvéniles présent dans les habitats <5m, (B) à tous les juvéniles.

Dans le cadre du projet européen H2020 Seawise, qui a contribué à cette partie du travail en complément d'Hapomax, un autre cas d'étude a été abordé. Il s'agit de la sole de mer d'Irlande pour laquelle l'impact de la perte de surface des habitats littoraux a été estimé : une restauration de la surface de ces habitats permettrait d'augmenter la biomasse féconde et les captures de 8% pour ce stock (Dubost et al., 2023).

4. L'extension de la problématique aux frayères, une première approche

Champagnat *et al.* (en préparation)

Un accueil scientifique de deux mois à l'institut technique du Danemark (DTU aqua) a été l'occasion de développer une réflexion sur l'impact de pressions anthropiques au niveau des frayères. Construite autour d'un cas d'étude (l'effet des hypoxies en Baltique), l'étude a pris la forme d'une exploration théorique qui compare et combine des impacts au niveau des frayères et des nourriceries.

Au sein des nourriceries, l'impact d'une hypoxie, qui affecte la qualité de l'habitat, est modélisé de façon analogue aux deux chapitres précédents, c'est-à-dire via une modification des processus de mortalité juvénile (Figure 10). L'impact de l'hypoxie au niveau des frayères est modélisé en contrastant deux hypothèses de réponse individuelle : l'évitement ou la persistance (Behrens et al., 2018; Petersen & Pihl, 1995; Skjæraasen et al., 2008). Chaque hypothèse a des conséquences distinctes à l'échelle de la population (hypothèse 1 : une plus forte mortalité des œufs qui sont pondus dans un habitat moins favorable ; hypothèse 2 : une plus forte mortalité des adultes participant à la reproduction ; Figure 10).

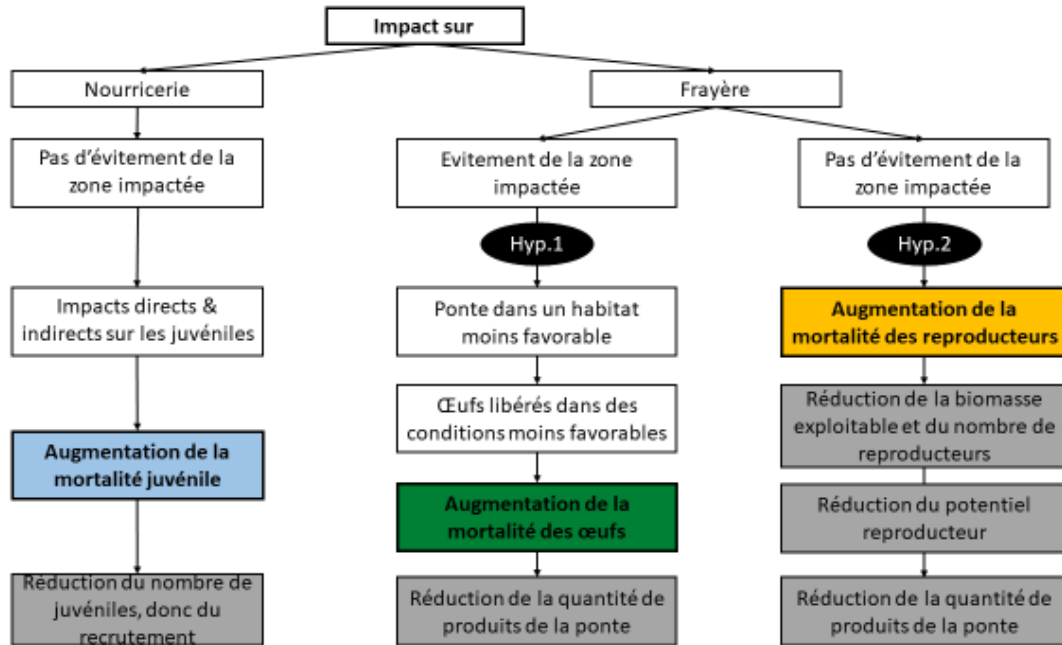


Figure 10 : Schéma des conséquences théoriques d’une modification de la qualité au niveau des nurseries et des frayères. Le texte en gras indique les paramètres du modèle modifié par le scénario. Les encadrés grisés pointent les conséquences à l’échelle de la population.

L’approche est appliquée à trois populations halieutiques de l’ouest de la Baltique (morue, plie et hareng) qui subissent des conditions hypoxiques au moment de leur ponte et dans leurs nurseries côtières. En l’absence de données et/ou de connaissances pour quantifier le lien pression-impact, les scénarios restent théoriques, comme au chapitre 2 : les paramètres vitaux des trois espèces sont collectés sur FishBase et FishLife mais, contrairement au chapitre 3, les scénarios ne sont ni ajustés à la taille des stocks ni basés sur des estimations des effets de l’hypoxie sur les mortalités. Les impacts sont simulés de façon marginale sur chaque habitat puis combinés pour évaluer les impacts cumulés de l’hypoxie (dégradation/restauration) au niveau des nurseries et des frayères sur la productivité des populations et les captures associées.

Pour les trois espèces, une forte réponse émerge du scénario qui touche les adultes reproducteurs alors que l’hypothèse d’une hausse de mortalité des œufs impacte peu la population (Figure 11). Les réponses dépendent aussi des traits d’histoire de vie des espèces. Une faible steepness (hareng) engendre une plus forte sensibilité aux scénarios touchant la mortalité des œufs et des juvéniles tandis qu’un nombre élevé de cohortes matures⁵ (la plie)

⁵ On parle ici du nombre de classe d’âge mature et participant à la reproduction. C’est donc l’articulation entre l’âge à maturité et l’âge maximum.

détermine l'intensité de la réponse aux scénarios touchant la mortalité des adultes reproducteurs, et aussi la fraction exploitable de la population (Figure 11).

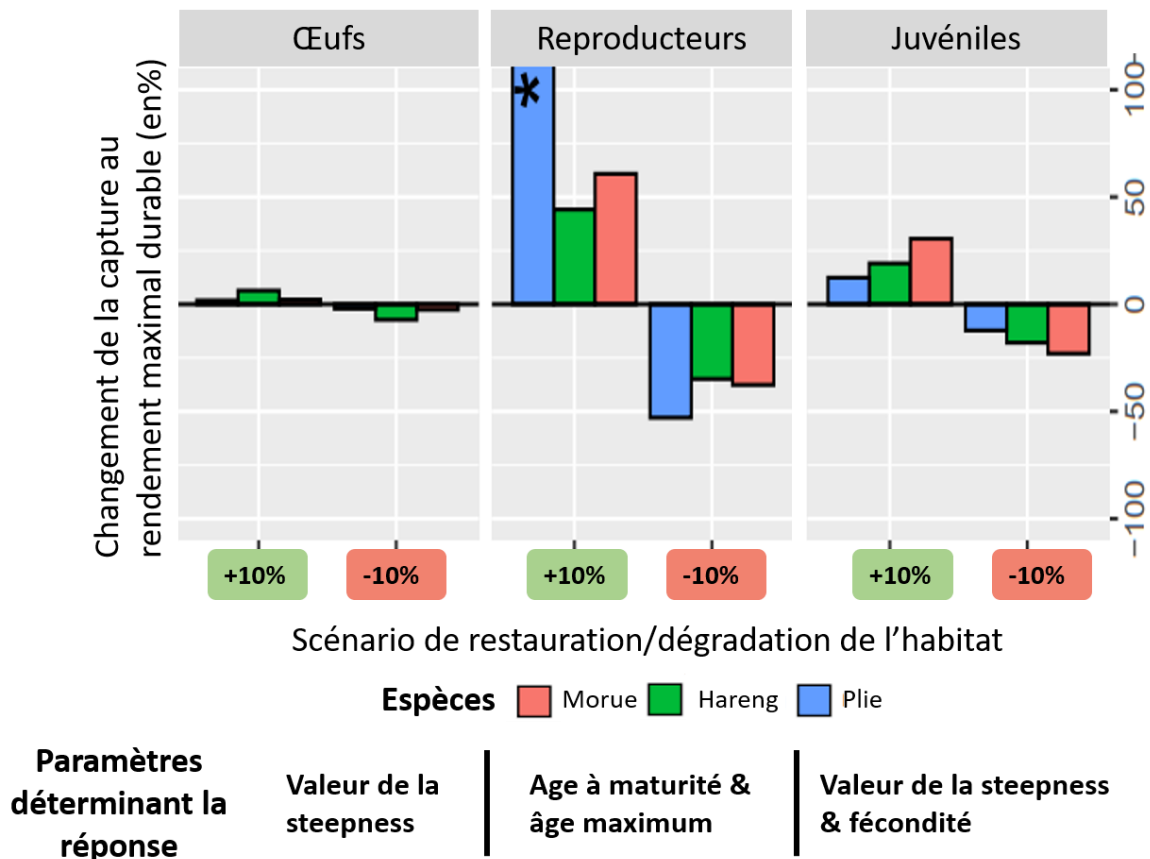


Figure 11 : Effets des scénarios de dégradation/restauration des frayères et des nourriceries sur la capture au rendement maximal durable pour trois espèces halieutiques de Baltique : la plie (bleu), le hareng (vert) et la morue (rose). Pour chaque scénario, le paramètre qui détermine la réponse est précisé en gras.

Le cumul des scénarios (mortalité des œufs, des juvéniles, des adultes reproducteurs) simule l'impact d'une pression intervenant à différents stades de vie au sein de deux habitats essentiels, les frayères et les nourriceries. Les effets sont non additifs (valeur de l'effet cumulé différent de la simple somme des effets marginaux) pour une large majorité de simulations. Pour autant, les effets cumulés sont en général peu différents en valeur de la somme des effets marginaux, et aucun motif général n'émerge de l'analyse. On peut toutefois noter que pour presque tous les scénarios de restauration, les effets cumulés sur la biomasse des adultes reproducteurs au RMD sont synergiques, ce qui indique que l'atténuation de l'hypoxie sur les frayères et les nourriceries pourrait induire des effets très positifs sur le niveau des populations.

Conclusions et perspectives

Limites de l'approche générique et raffinements envisagés

Le développement d'un modèle générique a nécessité plusieurs hypothèses simplificatrices dans la représentation de la dynamique d'une population. Parmi ces hypothèses, deux nous paraissent structurantes et sont des pistes majeures de développement de notre approche.

D'une part le modèle ne prend pas en compte de variabilité aléatoire dans la dynamique de population (on parle de modèle déterministe). Or celle-ci est particulièrement forte chez les espèces marines exploitées, notamment au niveau du processus de recrutement, soumis aux aléas des conditions environnementales (Bakun 1997 ; Houde 2008). Intégrer de l'incertitude dans la dynamique de population permettrait notamment d'explorer d'autres types d'indicateurs comme les temps de reconstitution (Langangen et al., 2023; White et al., 2022) ou les risques d'effondrement.

D'autre part, le modèle générique représente une population unique (sans structure spatiale) qui dépend de zones fonctionnelles homogènes, considérées comme des entités uniques à chaque phase du cycle de vie. Étudier le rôle de la structure spatiale des populations et son interaction avec des scénarios d'habitats plus complexes propose des perspectives de recherche riches et intéressantes. À ce titre le degré de connectivité d'une métapopulation pourrait être envisagé comme un trait d'histoire de vie (gradient entre populations résidentes et dispersives) et intégré dans notre approche. La représentation spatiale des zones fonctionnelles pourrait être complexifiée graduellement, par exemple pour tendre vers des scénarios de gestion spatialisés plus réalistes. Ceci étant, la généralité du modèle, son besoin limité en données et la relative facilité de son application (parties 2 à 4) diminueront avec cette complexité croissante. Augmenter la complexité du modèle et son réalisme pour un cas d'étude donné, en termes de connectivité et de mosaïque hétérogène d'habitats à chaque stade de vie, va de pair avec des besoins accrus en données, et une plus grande complexité de mise en œuvre, qui limitent fortement le potentiel d'application de l'approche (partie 1, 15 ans de recherche pour finaliser un cas d'étude).

Périmètre d'application du modèle générique

La démarche générique développée au cours du projet présente de larges perspectives d'application.

La paramétrisation du modèle de dynamique de population nécessite des données biologiques (maturité, poids, fécondité, mortalité naturelle par classe d'âges) et des paramètres stock-

recrutement (steepness). Ces données sont accessibles dans la littérature (par exemple dans des bases de données comme FishBase, Froese et Pauly 2022 ; des méta-analyses comme FishLife, Thorson 2020 ; Thorson et al. 2017), ou à partir des données d'entrée de modèles d'évaluation de stock. Afin de calibrer le modèle pour une population spécifique, les sorties des modèles d'évaluation de stock sont nécessaires pour dimensionner la population (capacité d'accueil). Les stocks présentant le niveau de données nécessaires représentent 43% des 256 stocks évalués en Atlantic Nord-Est (Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries; STECF 2022) et 1359 stocks à l'échelle mondiale (extraction des données de la base RAM (Myers et al., 1995) en février 2023). Les informations nécessaires pour appliquer le modèle sont donc disponibles pour un large panel de stocks halieutiques.

Or une proportion conséquente de ces stocks dépend d'habitats côtiers (*i.e.*, 1/2 des espèces exploitées, 3/4 des tonnages débarqués ;Seitz et al., 2014), et subissent les impacts cumulés de pressions anthropiques diverses (Brown et al., 2018). L'application de la démarche à des cas d'étude spécifiques requiert des informations pour paramétrer des scénarios réalistes et quantifier ces impacts. Même si l'accès à ces informations est plus réduit que la disponibilité des paramètres démographiques, des informations et données existantes peuvent être mobilisées.

Pour les scénarios de surface, une quantification de l'évolution des surfaces d'habitats juvéniles est nécessaire. Ces informations peuvent être issues :

- (i) de comparaison de cartes entre plusieurs années : bathymétrie provenant d'EMODnet (chapitre 3) ou d'autres sources (Stamp et al., 2022). Le développement de techniques de télédétection a permis de généraliser l'évaluation des pertes d'habitats sur des périodes récentes (Klemaš, 2010; Li & Damen, 2010; Rippel et al., 2023; Teferi et al., 2010).
- (ii) de modélisation hydrosédimentaire (Grasso et Le Hir 2019, chapitre 1).

Conjointement aux estimations de perte de surface, la construction de scénarios concernant la réduction de la taille des habitats requiert des informations sur la concentration des juvéniles sur les habitats de nurseries. Il faut connaître la proportion de juvéniles présents dans l'habitat concerné (par exemple la bande des 0-5m, chapitre 3). Pour cela des estimations quantitatives sont nécessaires, généralement issues de modèles d'habitat, de plus en plus répandus (Le Pape et al. 2014).

En revanche, comme mentionné précédemment, l'estimation des effets populationnels de la baisse de qualité des habitats requiert des informations rarement accessibles (Brown et al., 2018). L'idéal serait de disposer de longues séries temporelles (plusieurs décennies) de suivi des juvéniles, et de réussir à quantifier l'influence des variations de la qualité de l'habitat sur les abondances. Pour les estuaires français, malgré les campagnes annuelles de suivi des juvéniles, les séries temporelles sont trop courtes pour observer ces variations. Nous avons donc utilisé une approche de substitution du temps par l'espace en comparant la densité de juvéniles entre plusieurs sites (à partir d'estimations par un modèle spatialisé, partie 1, ou de la littérature, Courrat et al. 2009 dans la partie 3).

Potentiel pour l'appui à la gestion

Malgré son potentiel d'application, les possibilités d'inclusion directe de notre approche dans une perspective d'évaluation de stock nous paraissent limitées. En effet, notre cadre méthodologique déterministe vise à comparer des états d'équilibre plutôt que des variations interannuelles. Or, les objectifs de gestion des pêches se structurent majoritairement à des horizons temporels à court terme, même si le développement de plans pluriannuels de gestion tend à faire évoluer cette temporalité. Par contraste, la restauration des habitats s'étend sur des échelles de temps bien plus longues : de plusieurs années à des décennies (Duarte et al. 2020; Jokinen et al. 2016 ; Moreno-Mateos et al. 2012; Orth et al. 2020). À titre d'exemple, 15 ans ont été nécessaires pour réduire le niveau d'eutrophisation en baie de Chesapeake de 40% (Leslie, 2018) ; en estuaire de Seine entre 1990 et 2010 des réductions de 68, 81 et 40% ont été observées pour le PCB-153, le DDT et le plomb respectivement (Champagnat et al., 2021). De plus, une fois les pressions réduites, les échelles de temps de rétablissement écologique (retour à ou proche d'un état de référence) varient selon le compartiment : environ 5 ans pour la composition et l'abondance des vertébrés, de 50 à 100 ans pour un retour à la normale du cycle des nutriments (Schmitz, 2012). En cela, notre cadre méthodologique se rapproche plutôt des études qui simulent l'impact du changement climatique sur les différentes composantes des écosystèmes (Cheung et al. 2010 ; Free et al. 2019; Rijnsdorp et al. 2010 ; Yeung et Yang 2018). Plutôt que d'ambitionner une visée opérationnelle directe à des fins d'évaluation de stock, l'approche générique développée ici vise à produire des estimations de l'impact à long terme de la dégradation des habitats sur les populations en vue de les transmettre aux instances de gestion. Des applications à des cas d'étude précis peuvent alimenter la réflexion sur des zones particulièrement importantes à conserver ou à restaurer. Dans cette optique, l'utilisation du modèle en parallèle pour plusieurs espèces dépendantes de zones fonctionnelles communes

dans une unité de gestion (partie 3) permet de déterminer les enjeux de conservation/restauration en dépassant le cadre monospécifique.

La complexité de la restauration des habitats invite à un constat additionnel : la conservation des milieux naturels ne doit pas tout miser sur cette solution mais rester vigilante sur leur protection. Dans ce contexte, la séquence ERC (Eviter, Réduire, Compenser) et l'objectif de Zéro artificialisation nette prennent tout leur sens, dans les milieux côtiers comme au sein des systèmes continentaux. Il est nécessaire d'insister sur l'importance conjointe de ces actions de protection, d'atténuation des impacts et de restauration (Moreno-Mateos et al. 2012).

L'exploration de scénarios d'habitat sur des populations théoriques a également permis de faire ressortir les traits d'histoire de vie qui déterminent les réponses des populations (Tableau 1). Informer la gestion sur la base de traits d'histoire de vie des espèces est une idée soulevée par de nombreux auteurs. Kindsvater et al. (2016) suggèrent d'utiliser le cadre conceptuel qu'ils ont développé pour déterminer la vulnérabilité d'un stock à l'exploitation par la pêche si les informations concernant l'espèce sont limitées. Ils soulignent aussi l'importance d'adapter les efforts de conservation aux caractéristiques des espèces cibles, ce qui, comme le démontre ce travail, est tout aussi pertinent en ce qui concerne la protection/restauration des habitats halieutiques essentiels.

Tableau 1 : Synthèse des résultats de la thèse, paramètres de population déterminant la réponse à des scénarios de dégradation/restauration de surface ou qualité des ZFHI.

Habitat concerné	Type de modification	Paramètres déterminant la réponse
Nourricerie	Surface	Concentration des individus sur les nourriceries
	Qualité	Concentration des individus sur les nourriceries Steepness + autres paramètres de population (fécondité...)
Frayère	Qualité qui impacte les adultes	Age à maturité et âge maximum
	Qualité qui impacte les œufs	Steepness

Extension du cadre méthodologique à d'autres pressions anthropiques

Les scénarios élaborés se sont focalisés sur (i) les pertes de surfaces des nourriceries et/ou (ii) des altérations de qualité des nourriceries ou des frayères en réponse à la présence de contaminants chimiques ou à une diminution de la teneur en oxygène. L'impact d'autres pressions pourrait être quantifié en utilisant des formulations de scénarios identiques ou proches. Par exemple les conséquences de la perte de surface de frayères pourraient être évaluées dans divers contextes (e.g. extraction de granulats ; perte de substrat spécifique à la ponte du hareng en Baltique Sud-Ouest en lien avec l'eutrophisation, Kanstinger et al. 2018). Pour les nourriceries, l'impact de la réduction d'habitats favorables en lien avec les marées vertes (Le Luherne et al., 2016) ou la prolifération d'espèces invasives comme les crépidules (Kostecki et al., 2011) pourrait être estimé. Il est notamment envisagé d'appliquer la démarche à la sole du golfe de Gascogne, en intégrant, outre les dégradations surfaciques et qualitatives d'habitats, les conséquences de la diminution des débits fluviaux (en lien avec le changement climatique), qui réduisent l'enrichissement des nourriceries estuariennes (Kostecki et al., 2010) et impactent le recrutement (Le Pape et al., 2003).

Références

- Alglave, B., Vermard, Y., Rivot, E., Etienne, M.-P., & Woillez, M. (2023). Identifying mature fish aggregation areas during spawning season by combining catch declarations and scientific survey data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 80(5), 808–824. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0110>
- Amara, R., Meziane, T., Gilliers, C., Hermel, G., & Laffargue, P. (2007). Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 201–208. <https://doi.org/10.3354/meps07154>
- Archambault, B., Le Pape, O., Baulier, L., Vermard, Y., Véron, M., & Rivot, E. (2016). Adult-mediated connectivity affects inferences on population dynamics and stock assessment of nursery-dependent fish populations. *Fisheries Research*, 181, 198–213. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.03.023>

- Archambault, B., Rivot, E., Savina, M., & Le Pape, O. (2018). Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.009>
- Avoine, J., Allen, G. P., Nichols, M., Salomon, J. C., & Larssonneur, C. (1981). Suspended-sediment transport in the Seine estuary, France: Effect of man-made modifications on estuary—shelf sedimentology. *Marine Geology*, 40(1–2), 119–137. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(81\)90046-3](https://doi.org/10.1016/0025-3227(81)90046-3)
- Bakun, A. (1997). Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. *Oceanographic Literature Review*, 44(5), 530.
- Barjhoux, I., Fechner, L. C., Lebrun, J. D., Anzil, A., Ayrault, S., Budzinski, H., Cachot, J., Charron, L., Chaumot, A., Clérandeau, C., Dedourge-Geffard, O., Faburé, J., François, A., Geffard, O., George, I., Labadie, P., Lévi, Y., Munoz, G., Noury, P., ... Geffard, A. (2018). Application of a multidisciplinary and integrative weight-of-evidence approach to a 1-year monitoring survey of the Seine River. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(24), 23404–23429. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-6993-6>
- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., Orth, R. J., Sheridan, P. F., & Weinstein, M. P. (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates. *BioScience*, 51(8), 633. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2)
- Behrens, J., Svendsen, J., Neuenfeldt, S., Andersen, N., & van Deurs, M. (2018). Individual variation in aerobic scope affects modeled vertical foraging migration in Atlantic cod *Gadus morhua*, but only in moderate hypoxia. *Marine Ecology Progress Series*, 599, 201–208. <https://doi.org/10.3354/meps12629>

- Beverton, R. J. H. (1995). Spatial limitation of population size; The concentration hypothesis. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34(1–3), 1–6. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(95\)90010-1](https://doi.org/10.1016/0077-7579(95)90010-1)
- Beverton, R. J. H., & Holt, S. J. (1957). *On the dynamics of exploited fish populations* (Chapman et Hall).
- Brown, E. J., Vasconcelos, R. P., Wennhage, H., Bergström, U., Støttrup, J. G., van de Wolfshaar, K., Millisenda, G., Colloca, F., & Le Pape, O. (2018). Conflicts in the coastal zone: Human impacts on commercially important fish species utilizing coastal habitat. *ICES Journal of Marine Science*, 75(4), 1203–1213. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx237>
- Champagnat J. (2023) Modéliser l’impact des pressions anthropiques au niveau des habitats halieutiques sur la dynamique des populations de poissons marins exploités. Thèse de doctorat, Institut Agro. 160 p + annexes.
- Champagnat, J., Lecomte, J., Rivot, E., Douchet, L., Martin, N., Grasso, F., Mounier, F., Labadie, P., Loizeau, V., Bacq, N., & Le Pape, O. (2021). Multidisciplinary assessment of nearshore nursery habitat restoration for an exploited population of marine fish. *Marine Ecology Progress Series*, 680, 97–109. <https://doi.org/10.3354/meps13881>
- Champagnat, J., Rivot, E., & Le Pape, O. (in rev.). Response of marine fish population productivity to juvenile habitat modifications depends upon life histories. *Fish and Fisheries*.
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., & Pauly, D. (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, 16(1), 24–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x>

- Conn, P. B., Williams, E. H., & Shertzer, K. W. (2010). When can we reliably estimate the productivity of fish stocks? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *67*(3), 511–523. <https://doi.org/10.1139/F09-194>
- Courrat, A., Lobry, J., Nicolas, D., Laffargue, P., Amara, R., Lepage, M., Girardin, M., & Le Pape, O. (2009). Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *81*(2), 179–190. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.10.017>
- Dahlgren, C., Kellison, G., Adams, A., Gillanders, B., Kendall, M., Layman, C., Ley, J., Nagelkerken, I., & Serafy, J. (2006). Marine nurseries and effective juvenile habitats: Concepts and applications. *Marine Ecology Progress Series*, *312*, 291–295. <https://doi.org/10.3354/meps312291>
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., & Le Bris, H. (2021). Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts*, *44*(4), 1100–1117. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>
- Delage, N., & Le Pape, O. (2016). *Inventaire des zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française. Première partie: Définitions, critères d'importance et méthode pour déterminer des zones d'importance à protéger en priorité.*
- Dorel, D., Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y., & Marchand, J. (1991). Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* (L.)) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern bay of Biscay). *Netherlands Journal of Sea Research*, *27*(3–4), 297–306. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(91\)90032-V](https://doi.org/10.1016/0077-7579(91)90032-V)
- Duarte, C. M., Agusti, S., Barbier, E., Britten, G. L., Castilla, J. C., Gattuso, J.-P., Fulweiler, R. W., Hughes, T. P., Knowlton, N., Lovelock, C. E., Lotze, H. K., Predragovic, M.,

- Poloczanska, E., Roberts, C., & Worm, B. (2020). Rebuilding marine life. *Nature*, 580(7801), 39–51. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2146-7>
- Ducrotoy, J.-P., & Dauvin, J.-C. (2008). Estuarine conservation and restoration: The Somme and the Seine case studies (English Channel, France). *Marine Pollution Bulletin*, 57(1–5), 208–218. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.04.031>
- Free, C. M., Thorson, J. T., Pinsky, M. L., Oken, K. L., Wiedenmann, J., & Jensen, O. P. (2019). Impacts of historical warming on marine fisheries production. *Science*, 363(6430), 979–983. <https://doi.org/10.1126/science.aau1758>
- Froese, R., & Pauly, D. (2022). FishBase. *World Wide Web Electronic Publication*. www.fishbase.org
- Gernez, M., Champagnat, J., Rivot, E., & Le Pape, O. (sous presse). Potential impacts of the restoration of coastal and estuarine nurseries on the stock dynamics of fisheries species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, online. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108557>
- Gilliers, C., Claireaux, G., Galois, R., Loizeau, V., & Pape, O. L. (2012). Influence of Hydrocarbons Exposure on Survival, Growth and Condition of Juvenile Flatfish: A Mesocosm Experiment. *Journal of Life Sciences*, 4(2), 113–122. <https://doi.org/10.1080/09751270.2012.11885203>
- Gilliers, C., Le Pape, O., Désaunay, Y., Morin, J., Guérault, D., & Amara, R. (2006). Are growth and density quantitative indicators of essential fish habitat quality? An application to the common sole *Solea solea* nursery grounds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(1–2), 96–106. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.02.006>
- Grasso, F., & Le Hir, P. (2019). Influence of morphological changes on suspended sediment dynamics in a macrotidal estuary: Diachronic analysis in the Seine Estuary (France)

- from 1960 to 2010. *Ocean Dynamics*, 69(1), 83–100. <https://doi.org/10.1007/s10236-018-1233-x>
- Hinrichsen, R. A. (2001). High variability in spawner-recruit data hampers learning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(4), 769–776. <https://doi.org/10.1139/f01-021>
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 53–70. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m634>
- Jokinen, H., Wennhage, H., Ollus, V., Aro, E., & Norkko, A. (2016). Juvenile flatfish in the northern Baltic Sea—Long-term decline and potential links to habitat characteristics. *Journal of Sea Research*, 107, 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.06.002>
- Kanstinger, P., Beher, J., Grenzdörffer, G., Hammer, C., Huebert, K. B., Stepputis, D., & Peck, M. A. (2018). What is left? Macrophyte meadows and Atlantic herring (*Clupea harengus*) spawning sites in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.004>
- Keith, D. M., & Hutchings, J. A. (2012). Population dynamics of marine fishes at low abundance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(7), 1150–1163. <https://doi.org/10.1139/f2012-055>
- Kindsvater, H. K., Braun, D. C., Otto, S. P., & Reynolds, J. D. (2016). Costs of reproduction can explain the correlated evolution of semelparity and egg size: Theory and a test with salmon. *Ecology Letters*, 19(6), 687–696. <https://doi.org/10.1111/ele.12607>
- Klemas, V. (2010). Remote Sensing Techniques for Studying Coastal Ecosystems: An Overview. *Journal of Coastal Research*, 27(1), 2. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-10-00103.1>
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., & Le Pape, O. (2010). Dynamics of an estuarine nursery ground: The spatio-temporal

- relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research*, 64(1–2), 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.006>
- Kostecki, C., Rochette, S., Girardin, R., Blanchard, M., Desroy, N., & Le Pape, O. (2011). Reduction of flatfish habitat as a consequence of the proliferation of an invasive mollusc. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(1), 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.026>
- Langangen, Ø., Ohlberger, J., Stige, L. C., Patin, R., Buttay, L., Stenseth, N. C., Ono, K., & Durant, J. M. (2023). Effects of early life mass mortality events on fish populations. *Fish and Fisheries*, 24(1), 176–186. <https://doi.org/10.1111/faf.12718>
- Le Luherne, E., Le Pape, O., Murillo, L., Randon, M., Lebot, C., & Réveillac, E. (2017). Influence of Green Tides in Coastal Nursery Grounds on the Habitat Selection and Individual Performance of Juvenile Fish. *PLOS ONE*, 12(1), e0170110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170110>
- Le Luherne, E., Réveillac, E., Ponsero, A., Sturbois, A., Ballu, S., Perdriau, M., & Le Pape, O. (2016). Fish community responses to green tides in shallow estuarine and coastal areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 175, 79–92. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.03.031>
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahévas, S., Lazure, P., Guérault, D., & Désaunay, Y. (2003). Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research*, 50(2–3), 139–149. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(03\)00059-5](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(03)00059-5)
- Le Pape, O., Gilliers, C., Riou, P., Morin, J., Amara, R., & Désaunay, Y. (2007). Convergent signs of degradation in both the capacity and the quality of an essential fish habitat:

- State of the Seine estuary (France) flatfish nurseries. *Hydrobiologia*, 588(1), 225–229.
<https://doi.org/10.1007/s10750-007-0665-y>
- Le Pape, O., Guérault, D., & Désaunay, Y. (2004). Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, 277, 107–115.
<https://doi.org/10.3354/meps277107>
- Le Pape, O., Modéran, J., Beaunée, G., Riera, P., Nicolas, D., Savoye, N., Harmelin-Vivien, M., Darnaude, A. M., Brind'Amour, A., Le Bris, H., Cabral, H., Vinagre, C., Pasquaud, S., França, S., & Kostecki, C. (2013). Sources of organic matter for flatfish juveniles in coastal and estuarine nursery grounds: A meta-analysis for the common sole (*Solea solea*) in contrasted systems of Western Europe. *Journal of Sea Research*, 75, 85–95.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.003>
- Lecomte, J.-B., Le Pape, O., Baillif, H., Nevoux, M., Vermard, Y., Savina, M., Veron, M., Lehuta, S., Hunter, E., & Rivot, E. (2020). State-space modeling of multidecadal mark–recapture data reveals low adult dispersal in a nursery-dependent fish metapopulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(2), 342–354.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2019-0037>
- Lellis-Dibble, K. A., McGlynn, K. E., & Bigford, T. E. (2008). *Estuarine Fish and Shellfish Species in U.S. Commercial and Recreational Fisheries: Economic Value as an Incentive to Protect and Restore Estuarine Habitat* (NOAA Tech Memo. NMFS-F/SPO-90; p. 94). U.S. Dep. Commerce.
- Leslie, H. M. (2018). Value of ecosystem-based management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(14), 3518–3520. <https://doi.org/10.1073/pnas.1802180115>

- Li, X., & Damen, M. C. J. (2010). Coastline change detection with satellite remote sensing for environmental management of the Pearl River Estuary, China. *Journal of Marine Systems*, 82, S54–S61. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.02.005>
- Moreno-Mateos, D., Power, M. E., Comín, F. A., & Yockteng, R. (2012). Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. *PLoS Biology*, 10(1), e1001247. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001247>
- Myers, R. (2001). Stock and recruitment: Generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES Journal of Marine Science*, 58(5), 937–951. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1109>
- Myers, R. A., Bridson, J., & Barrowman, N. J. (1995). *Summary of worldwide spawner and recruitment data*.
- Nicolas, D., Le Loc'h, F., Désaunay, Y., Hamon, D., Blanchet, A., & Le Pape, O. (2007). Relationships between benthic macrofauna and habitat suitability for juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Vilaine estuary (Bay of Biscay, France) nursery ground. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(3–4), 639–650. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.006>
- Orth, R. J., Lefcheck, J. S., McGlathery, K. S., Aoki, L., Luckenbach, M. W., Moore, K. A., Oreska, M. P. J., Snyder, R., Wilcox, D. J., & Lusk, B. (2020). Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services. *Science Advances*, 6(41), eabc6434. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc6434>
- Paumier, A., Tatlian, T., Réveillac, E., Le Luherne, E., Ballu, S., Lepage, M., & Le Pape, O. (2018). Impacts of green tides on estuarine fish assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 213, 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.08.021>

- Petersen, J. K., & Pihl, L. (1995). Responses to hypoxia of plaice, *Pleuronectes platessa*, and dab, *Limanda limanda*, in the south-east Kattegat: Distribution and growth. *Environmental Biology of Fishes*, 43(3), 311–321. <https://doi.org/10.1007/BF00005864>
- Quinn, T. J., & Deriso, R. B. (1999). *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press.
- Randon, M., Réveillac, E., & Le Pape, O. (2021). A holistic investigation of tracers at population and individual scales reveals population structure for the common sole of the Eastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 249, 107096. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107096>
- Regimbart, A., Guitton, J., & Le Pape, O. (2018). *Zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous souveraineté française. Deuxième partie: Inventaire*. (Rapport d'études 46; Les Publications Du Pôle Halieutique, p. 175). AGROCAMPUS OUEST. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00652/76437/>
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., & Pinnegar, J. K. (Eds.). (2010). *Resolving climate impacts on fish stocks*. Internat. Council for the Exploration of the Sea.
- Riou, P., Le Pape, O., & Rogers, S. I. (2001). Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: Application of a combined method using generalized linear models and a geographic information system. *Aquatic Living Resources*, 14(2), 125–135. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(01\)01110-X](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01110-X)
- Rippel, T. M., Minsavage-Davis, C. D., Shirey, V., & Wimp, G. M. (2023). Simple Machine Learning with Aerial Imagery Reveals Severe Loss of a Salt Marsh Foundation Species. *Estuaries and Coasts*, 46(4), 1110–1122. <https://doi.org/10.1007/s12237-023-01192-z>
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., & Rivot, E. (2013). A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications*, 23(7), 1659–1676. <https://doi.org/10.1890/12-0336.1>

- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., & Le Pape, O. (2010). Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research*, *64*(1–2), 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.08.003>
- Saulnier, E., Le Bris, H., Tableau, A., Dauvin, J. C., & Brind'Amour, A. (2020). Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *241*, 106670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106670>
- Savina-Rolland, M., Vermard, Y., Le Pape, O., Rivot, E., Loots, C., Lehuta, S., & Lazard, C. (2021). *Rapport final du projet SMAC. Sole de Manche est: Amélioration des connaissances pour une meilleure gestion du stock* (1.0.0) [Pdf]. Ifremer. <https://doi.org/10.13155/80644>
- Schmitz, O. J. (2012). Restoration of Ailing Wetlands. *PLoS Biology*, *10*(1), e1001248. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001248>
- Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF). (2022). *69th plenary report (PLEN 22 01)*. (EUR 28359 EN). Publications Office of the European Union. doi:10.2760/192738
- Seitz, R. D., Wennhage, H., Bergström, U., Lipcius, R. N., & Ysebaert, T. (2014). Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science*, *71*(3), 648–665. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152>
- Skjæraasen, J. E., Nilsen, T., Meager, J. J., Herbert, N. A., Moberg, O., Tronci, V., Johansen, T., & Salvanes, A. G. V. (2008). Hypoxic avoidance behaviour in cod (*Gadus morhua* L.): The effect of temperature and haemoglobin genotype. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *358*(1), 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.01.010>

- Stamp, T., West, E., Robbins, T., Plenty, S., & Sheehan, E. (2022). Large-scale historic habitat loss in estuaries and its implications for commercial and recreational fin fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 79(7), 1981–1991. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac141>
- Tableau, A., Brind'Amour, A., Woillez, M., & Le Bris, H. (2016). Influence of food availability on the spatial distribution of juvenile fish within soft sediment nursery habitats. *Journal of Sea Research*, 111, 76–87. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.004>
- Teferi, E., Uhlenbrook, S., Bewket, W., Wenninger, J., & Simane, B. (2010). The use of remote sensing to quantify wetland loss in the Choke Mountain range, Upper Blue Nile basin, Ethiopia. *Hydrology and Earth System Sciences*, 14(12), 2415–2428. <https://doi.org/10.5194/hess-14-2415-2010>
- Thorson, J. T. (2020). Predicting recruitment density dependence and intrinsic growth rate for all fishes worldwide using a data-integrated life-history model. *Fish and Fisheries*, 21(2), 237–251. <https://doi.org/10.1111/faf.12427>
- Thorson, J. T., Munch, S. B., Cope, J. M., & Gao, J. (2017). Predicting life history parameters for all fishes worldwide. *Ecological Applications*, 27(8), 2262–2276. <https://doi.org/10.1002/eap.1606>
- Trimoreau, E., Archambault, B., Brind'Amour, A., Lepage, M., Guitton, J., & Le Pape, O. (2013). A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133, 193–205. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.08.027>
- Vasconcelos, R. P., Eggleston, D. B., Le Pape, O., & Tulp, I. (2014). Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES Journal of Marine Science*, 71(3), 638–647. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst136>

- White, J. W., Barceló, C., Hastings, A., & Botsford, L. W. (2022). Pulse disturbances in age-structured populations: Life history predicts initial impact and recovery time. *Journal of Animal Ecology*, *91*(12), 2370–2383. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13828>
- Yeung, C., & Yang, M.-S. (2018). Spatial variation in habitat quality for juvenile flatfish in the southeastern Bering Sea and its implications for productivity in a warming ecosystem. *Journal of Sea Research*, *139*, 62–72. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.06.005>